Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät Sektion II

der

K. B. Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Wolfgang F. Ewald
aus Berlin.

ACAD. LUDOVIC. BAT. BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Juli 1909.

Erlangen.
K. B. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn.
1910.

Genehmigt auf Antrag des Herrn Professors Geheimrat Dr. Hertwig.

Meinem Vater.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548314_0094

Einleitung.

Den Anstoß zu meinen im folgenden zu beschreibenden Versuchen über die Lichtreaktionen einiger Süßwassercladoceren gab der Wunsch, eine Erklärung des merkwürdigen Phänomens der täglichen Vertikalwanderungen dieser Tiere zu versuchen. Es wird daher nötig sein, der Arbeit einige Worte über diese biologische Erscheinung vorauszuschicken, um die Problemlage klarzustellen. Schon von Weismann und Forel, später auch von Hofer, Steuer und neuerdings besonders Ruttner wurde gezeigt, dass ein großer Teil der zu aktiven Schwimmbewegungen befähigten Planktonorganismen nachts in ungeheuren Mengen an der Oberfläche des Wassers anzutreffen ist, während tagsüber die höheren Wasserschichten fast frei von Zooplankton bleiben. Es zeigte sich, dass die Hauptmenge der Tiere während des Tages in einer Tiefe anzutreffen war, die augenscheinlich ganz von der Klarheit des Wassers abhing. So fand Forel für den Genfer See als untere Grenze der täglichen Wanderung die Tiefe von 20 m, während sich nach Apstein in den flachen trüben Seen der norddeutschen Tiefebene die Wanderung innerhalb der ersten 2 m abspielt. Auch die Jahreszeiten bringen hier naturgemäß einen Wechsel, da im Herbst und Winter das Wasser klarer, also auch die Wanderung anders zu sein pflegt. Schon diese Beobachtungen wiesen auf das Licht als Ursache der Wanderungen hin. Noch wahrscheinlicher wurde ein solcher Zusammenhang, als Ruttner genaue Zahlen für das Anwachsen und Abnehmen der Planktonmenge an der Oberfläche des Plönersees lieferte. Es wurde für alle Tages- und Nachtstunden die relative Anzahl von Individuen jeder vorkommenden Planktonspezies in einem Liter Oberflächenwasser bestimmt. Dabei zeigte sich, dass für die meisten Spezies die Menge der Tiere im Laufe des Nachmittags langsam zunahm, um gegen oder nach Mitternacht ihr Maxi-

mum zu erreichen. Bei Sonnenaufgang wurden die Zahlen schnell geringer; manche Arten verschwanden ganz. Um die Mittagszeit war das Minimum erreicht und es begann wieder das Ansteigen. Leider fehlen bis jetzt noch Angaben über den Verbleib der Tiere unterhalb der Oberfläche, und doch wären solche Untersuchungen zur Erkenntnis der Ursachen des gesamten Phänomens dringend notwendig. Nur Steuer hat bisher in der alten Donau mit aneinandergereihten Glasrohren Versuche gemacht, die im Wasser versenkt wurden und in verschiedener Höhe gegeneinander abgesperrt werden konnten. Es ließ sich in dieser Weise feststellen, in welchem Teil der Gesamtlänge des Rohres die vorher eingesetzten Tiere sich zurzeit aufhielten. Es ergab sich, dass stets nur ein Teil der Tiere einer und derselben Spezies sich an der Wanderung beteiligte, die übrigen aber gleichmäßig in der ganzen Länge des Rohres verteilt waren. Gegen die Versuchsanordnung lässt sich allerdings manches einwenden. Sowohl von Steuer wie von Ruttner wird konstatiert, dass die jungen Tiere (Nauplien, Cyclopidstadien) regelmäßig früher an der Oberfläche erscheinen und später verschwinden als die erwachsenen. Nach Untersuchungen von Francé u. a. soll auch die Witterung (Wind, Regen) einen Einfluss auf die Wanderungen haben, ebenso starker Mondschein. Ostwald hält die Zunahme der inneren Reibung des Wassers durch die nächtliche Abkühlung für die Ursache der Erscheinung, berücksichtigt dabei aber nicht, dass dann auch das Phytoplankton an der Wanderung teilnehmen müsste, was nach Ruttner nicht der Fall ist. Aus Untersuchungen von Regnard und Verfasser geht hervor, dass die Absorption des Lichtes innerhalb der ersten 2 m eines Gewässers bereits so stark ist, dass die Lichtstärke auf mindestens $^1/_{10}$ ihres Wertes an der Oberfläche reduziert wird. Wir haben demnach in der Abnahme des Lichtes im Wasser ein sehr kräftiges physiologisches Agens vor uns, welches wohl geeignet erscheint, zur Erklärung der besprochenen Erscheinungen herangezogen zu werden. Das ist denn auch geschehen und es war zuerst Loeb, der über die physiologischen Bedingungen einer solchen Wirkung des Lichtes größere Klarheit schaffte. Loeb untersuchte als erster den tierischen „Heliotropismus“ und schloss aus dem Vorhandensein dieser Reaktionsform bei zahlreichen Planktonorganismen, dass die täglichen Vertikalwanderungen zu dem Heliotropismus in Beziehung stehen müssten. Da

aber Loeb die neueren Untersuchungen über die Wanderungen nicht zur Verfügung standen und auch sonst der in dieser Weise angedeutete Zusammenhang nicht näher untersucht worden ist, so schien mir in dieser Richtung eine Lücke in unseren Kenntnissen vorzuliegen. Ich habe daher versucht, unter Berücksichtigung aller erreichbaren Arbeiten über tierische und pflanzliche Lichtreaktionen sowie der erwähnten Beobachtungen über die täglichen Wanderungen, das ganze Problem von einer neuen Seite anzugreifen, sowohl praktisch wie theoretisch. Ich habe dabei in den biologischen Beobachtungen ein äußerst wertvolles Corrigens des physiologischen Experimentes gefunden. Meine Versuche wurden in der Hauptsache unter Anleitung von Herrn Professor Doflein, dem ich für seine wissenschaftliche Unterweisung zu bleibendem Danke verpflichtet bin, im Münchener Zoologischen Institut angestellt. Wo es die Sache erfordert, beziehe ich mich außerdem auf eine Reihe von Versuchen, die ich selbständig im Jahre 1906 angestellt und in einem Vortrage vor dem zoologischen Seminar des Instituts im Juli 1906 zusammengefasst habe. Die verwendete Versuchsanordnung ist aus der Abbildung 1 ersichtlich. Ich bin davon abgekommen, für gewöhnliche Versuche mit flachen Schalen zu operieren, wie dies bisher meist geschehen ist, weil die natürlichen Bewegungen der Tiere sich vorwiegend in vertikaler Richtung abspielen und durch seitlichen Lichteinfall wesentlich modifiziert werden, wie sich weiter unten ergeben wird. Flache Schalen wurden nur verwendet, wo dies im Wesen des Versuches lag.

I.

Deskriptiver Teil.

A. Die Orientierung.

Zu einer genauen Betrachtung lokomotorischer Reaktionen eines Tieres ist es notwendig, sich über die Orientierungsmittel des Versuchsobjektes im Raum klar zu sein. Während die höheren Crustaceen, aber auch die Medusen, mit Statocysten ausgerüstet sind, die ihnen eine Orientierung mit Hilfe der Schwerkraft ermöglichen, scheinen den Cladoceren wie vielen anderen planktonischen Organismen solche Orientierungsorgane zu fehlen. Es ist von vornherein nicht anzunehmen, dass die Schwerkraft für diese Tiere eine orientierende Bedeutung hat, wenn ihnen die Organe fehlen, um

Schwerkraftsreize zu rezipieren[1]) und auf den lokomotorischen Apparat zu übertragen. Sollten dennoch primitive Organe dieser Art vorhanden sein, so spielen sie jedenfalls für die Orientierung der Tiere eine ganz untergeordnete Rolle. Denn aus den weiterhin zu beschreibenden Erscheinungen der Orientierung zum Licht wird sich ergeben, dass eine Orientierung zur Schwerkraft sich im Verhalten der Tiere in keiner Weise bemerkbar macht.

Dagegen wirkt die Schwerkraft stets dadurch, dass ein Absinken der Tiere eintritt, sobald die lokomotorischen Bewegungen aufhören. Je nach der besonderen Bauart des Organismus wird hierbei eine ganz bestimmte Körperlage eingehalten, welche sich aus der Verteilung von Widerständen und Massen am Körper des Tieres ergibt. Bei *Daphnia* z. B., wo die Antennen mit ihrem großen Reibungswiderstand am oberen Teile des Leibes angesetzt sind, der Schwerpunkt dagegen ziemlich tief liegt, tritt das passive Gleichgewicht bei annähernd senkrechter Körperstellung ein, während bei *Bythotrephes* der ungeheure Schwanzstachel ganz andere Reibungswiderstände und damit eine andere, etwa horizontale, passive Gleichgewichtslage bedingt. Die Schwerkraft wirkt also in direkter (nicht durch ein statisches Organ vermittelter), durch die Körperbeschaffenheit der Tiere bedingter Weise allein auf die passive Orientierung im Raum.

a) Augen. In ganz anderer Art wirkt das Licht, welches für die aktive Bewegung, und nur für diese, von ausschlaggebender Bedeutung ist. Auf die näheren Umstände dieses Vorganges hat m. W. zuerst Rádl hingewiesen, der die Abhängigkeit der Orientierung vom Licht für eine große Anzahl von Tierformen durch sorgfältige Versuche festgestellt hat. Ich habe diese Versuche an zahlreichen Cladocerenarten nachgeprüft und dabei mit einigen Abweichungen die Rádl'schen Befunde bestätigt gefunden.

Rádl experimentierte u. a. an Daphniden und entdeckte bei ihnen die eigenartige Tatsache, dass ihre Augen zur Lichtquelle eine feste Einstellung behalten, wie auch die Körperstellung wechselte. Legt man eine *Daphnia* auf einen Objektträger, der auf dem Tisch eines Mikroskops befestigt wird, so vollführt das Tier solange Bewegungen mit den Antennen, bis es in eine bestimmte Lage zur Lichtquelle (Fenster, Lampe) kommt. Diese Lage ist die gleiche, wie sie von im Wasser freischwebenden Exemplaren eingehalten wird. Das Tier steht dabei mit seiner Längsachse in einem kleinen Winkel (etwa 20°) zur Vertikalen und zwar so, dass der ganze Körper um diesen Winkel kopfübergedreht zu sein scheint. Dreht man nun den Tisch des Mikroskops langsam herum, nachdem man

1) Ich nenne im folgenden nach Beer, Bethe und von Uexküll „Vorschläge zur Einführung einer objektivierenden Nomenklatur in die Physiologie" die Wahrnehmung eines Reizes Rezeption, das Sinnesorgan Rezeptor.

zuvor die *Daphnia* durch ein Deckgläschen festgeklemmt hat, so muss der Körper des Tieres der Drehung folgen. Das Auge dagegen behält seine Einstellung zum Licht bei und beginnt daher, sich gegen den Körper zu drehen. Dabei sieht man, wie der obere und untere Augenmuskel, die in der Ausgangsstellung gleich lang waren, sich in ihrer Länge verändern. Der dem Licht zugewendete verkürzt sich, der Antagonist wird gedehnt. Das Tier macht dabei mit den Antennen heftige Bewegungen, um der Verschiebung entgegenzuarbeiten und die Spannungsdifferenz der beiden Muskeln auszugleichen. Nach einer Winkelstrecke von 45—60° von der Ausgangslage hat die Kontraktilität des einen Augenmuskels ihre Grenze annähernd erreicht und das Auge vermag nun das Licht nicht mehr zu fixieren. Es muss jetzt ebenfalls der Körperdrehung immer mehr folgen. Dieser Zustand hält an bis die Drehung des Objekttisches 180—280° beträgt. Auf dieser Strecke sieht man das Auge erst hin und her zucken und dann plötzlich in die entgegengesetzte extreme Stellung überspringen. Der vorher kontrahierte Muskel erschlafft, während der Antagonist maximal kontrahiert wird. Dadurch kann das Auge wieder in der alten Weise die Lichtquelle fixieren, nur diesmal von der anderen Seite. Bei weiterer Drehung wird dann bald die Ausgangsstellung und damit die gleichmäßige Kontraktion der Augenmuskeln wieder erreicht. Diese Körperstellung, welche für den Beobachter durch den gleichmäßigen Kontraktionszustand der Augenmuskeln angezeigt wird, ist die Normallage zum Licht. Dadurch, dass das Tier diese Lage reflexmäßig einzuhalten bestrebt ist, zeigt es sich im Raume orientiert. Da das Licht im Wasser äußerst gleichmäßig von oben kommt (der schrägste Einfallswinkel des Lichts beträgt 48° zur Vertikalen) und reflektiertes Licht wegen der starken Absorption im Wasser keine große Rolle spielt, so sind die lichtorientierten Planktonten fast genau so eindeutig orientiert wie die statisch orientierten Formen; die orientierende Kraft greift in einem Falle von oben, im anderen von unten an.

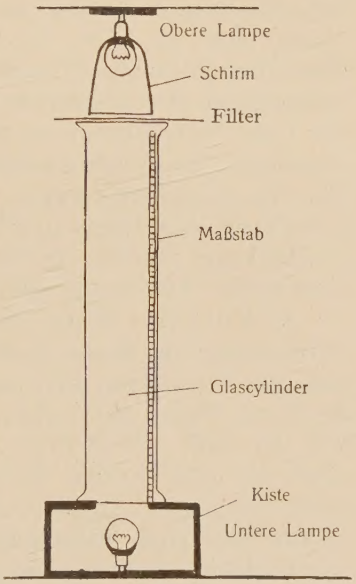


Fig. 1. Versuchsanordnung: Der Apparat wird in einer Dunkelkammer aufgestellt. Obere und untere Lampe können für sich eingeschaltet werden.

Die vorstehend geschilderten Augendrehungen beobachtete ich außer bei *Daphnia* auch bei *Bythotrephes*, während ich sie bei *Sida* und *Leptodora* nicht feststellen konnte, obwohl sich diese beiden Formen in ihrem Verhalten zum Licht sonst nicht abweichend zeigen. Ich muss daraus schließen, dass die Beweglichkeit des Auges zur Orientierung nicht nötig ist und wohl nur die Bedeutung hat, das Fixieren der Lichtquelle bei den fortwährenden Lageveränderungen des schwimmenden Tieres zu erleichtern, ihm gewissermaßen mehr Spielraum zu lassen. Wenn also die Augendrehungen auch zur Erklärung der ganzen Orientierungserscheinungen wesentlich beigetragen haben, so sind sie doch nur ein Nebenumstand. Nimmt man an, dass die Reizung der einzelnen Augennerven auf dem Weg über das Ganglion opticum und G. cerebrale Reflexbewegungen der Antennen auslöst, die ihrerseits die Regulierung der Lage herbeiführen, so folgt daraus ohne weiteres, dass die Bewegungen der Augenmuskeln sekundäre Erscheinungen sind. Der Bau des Cladoceren-Auges, das aus einer größeren Anzahl auf der Peripherie einer Kugel in allen Richtungen des Raumes angeordneter Kristallkegel besteht, an deren Grunde Optikusfasern endigen, legt eine solche Auffassung nahe.

b) Körper. Wenn die angeführten Beobachtungen über die Orientierung im Raum richtig sind, so muss sich zeigen lassen, dass die Cladoceren sich auch bei ihren freien Bewegungen in bestimmter Weise zur Lichtquelle einstellen. Das ist auch tatsächlich der Fall. Rádl führt die Beobachtung an, dass sich *Daphnia* stets mit dem Rücken der Lichtquelle zuwendet, sei es, dass das Licht von oben, von der Seite oder von unten komme. Das ist richtig mit einer Einschränkung, die ich weiter unten behandeln werde (kleine Lokomotionsperioden).

Ich habe in dieser Richtung an einer ganzen Reihe von Cladocerenarten Versuche angestellt und fand überall das gleiche Verhalten. *Daphnia* dreht seitlichem Licht den Rücken zu und kann durch von unten kommendes Licht stundenlang in verkehrter Körperlage gehalten werden, wobei die Tiere aber schließlich stets zugrunde gingen. (Die Heizwirkung der elektrischen Lampe wurde bei diesen Versuchen durch eine Umströmung des Versuchsgefäßes mit kaltem Wasser aufgehoben.) Eine Spezies, *Daphnia sima* aus dem Starnberger See, welche von Natur mit abwärts gewendetem Rücken schwimmt, wendet diesen bei Unterlicht nach oben. Einige Exemplare von *Sida crystallina* brachte ich in einem Glaszylinder zwischen zwei gleich starke Glühlampen. Die Tiere hielten sich genau in der Mitte zwischen beiden Lichtquellen auf und da sie abwechselnd der oberen und der unteren näher kamen, schwammen sie bald aufgerichtet, bald verkehrt. So beschrieben sie dauernd in der Mittelzone Kreise, wie sie in Fig. 2 dargestellt sind. Die

Erklärung für die Regelmäßigkeit der Bewegung ist in dem weiter unten zu beschreibenden negativen Phototropismus der Tiere zu finden. Ich habe einigen *Daphnia magna* die Augen durch Quetschen oder Ausstechen mit einer feinen Nadel zerstört. Die so operierten Tiere krochen stundenlang mittels kurzer rascher Antennenschläge auf dem Boden einer Glasschale umher, konnten sich aber nur äußerst langsam vom Fleck bewegen und die Normallage nicht mehr einnehmen. Obwohl ich so vorsichtig wie möglich verfuhr, ist natürlich bei der Kleinheit des Objektes nicht mit Bestimmtheit zu sagen, ob die beobachteten Ausfallserscheinungen, was Kraft und Orientierung der Lokomotion betrifft, allein auf Rechnung der Augenexstirpation zu setzen sind.

Aus den vorstehend zusammengestellten Tatsachen geht jedenfalls hervor, dass die aktiven Schwimmbewegungen der Cladoceren vom Licht orientiert werden, d. h. dass diese Tiere ihre Lage im Raum dadurch einhalten, dass sie stets die Lichtquelle mit einem bestimmten Kristallkegel ihrer Augen zu fixieren suchen und gewöhnlich den Körper zur Augeneinstellung in eine bestimmte, als Normalstellung zu bezeichnende Lage bringen. Die Körperlage ist nicht notwendig immer die gleiche; sie kann (unter ungleicher Spannung der Augenmuskeln) verändert werden. Wann das geschieht, soll im folgenden gezeigt werden. Vorwiegend vollzieht sich die Bewegung der Cladoceren so, dass sie in der Richtung auf die Lichtquelle durch Abwärtsschlagen der Antennen der Schwerkraft entgegenarbeiten.

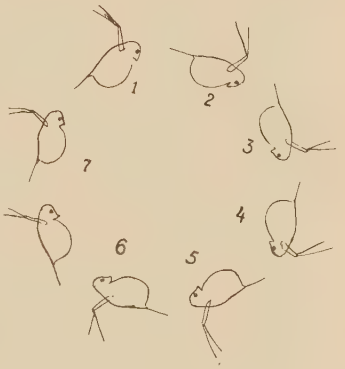


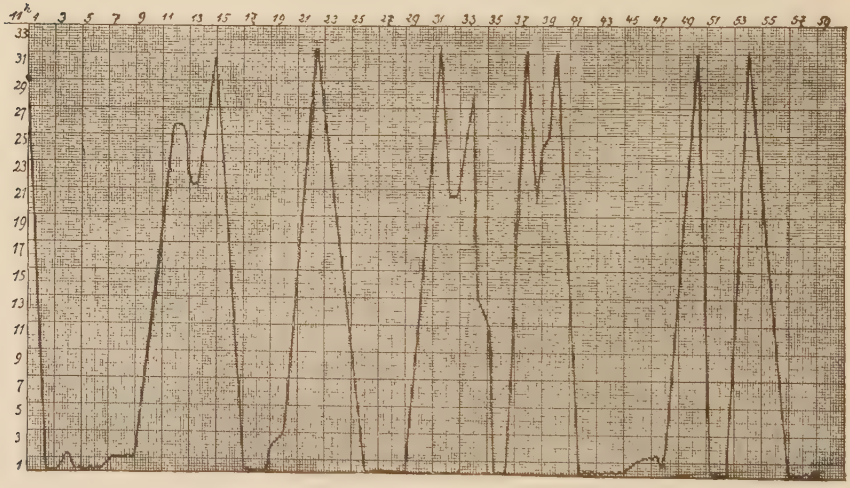
Fig. 2. *Daphnia.*

B. Die Lokomotion.

Bei genauerer Betrachtung zeigt sich nun merkwürdigerweise, dass die Antennenschläge durchaus nicht gleichmäßig stattfinden. Vielmehr konnte ich bei allen von mir untersuchten Formen, einschließlich einiger Copepodenarten, feststellen, dass ihre aktiven Bewegungen periodischen Intensitätsschwankungen unterworfen sind, die mitunter große Regelmäßigkeit zeigen. Ich habe, um die lokomotorischen Reaktionen meiner Versuchstiere möglichst einwandfrei beschreiben zu können, zu dem Aushilfsmittel der graphischen Darstellung in Form einer Kurve gegriffen. Das Beobachtungsgefäß war mit einem Zentimetermaßstab versehen, so dass ich die auf- und abführenden Bewegungen des Versuchstieres (es wurden nie mehrere Tiere gleichzeitig im Gefäß belassen) in ein Koordinatensystem eintragen könnte, in welchem die Zeit (von Minute zu

Minute) die Abszisse, die Höhe des Tieres über dem Gefäßboden (in Zentimetern) die Ordinate bildet. Ich registrierte, indem ich mit dem Bleistift den Bewegungen des Tieres folgte, dessen Stellung im Gefäß von Minute zu Minute. Einige Beispiele solcher Kurven finden sich in den beigegebenen Figuren abgedruckt. Die graphische Registrierung der Bewegungen zweier *Daphnia pulex* geben z. B. die Kurven 1 u. 2. Die große Regelmäßigkeit der Bewegungen kommt darin sehr deutlich zum Ausdruck. (Auffallend ist die bedeutende Amplitude der Perioden; sie lässt darauf schließen, dass sich die Tiere in einem Erregungszustand befinden, dessen Ursache vielleicht darauf zurückzuführen ist, dass der Versuch nach 24stündigem Aufenthalt der Tiere im Dunkeln stattfand.) Die dargestellten Bewegungen sind von

Kurve I. 3. VII. 1908.

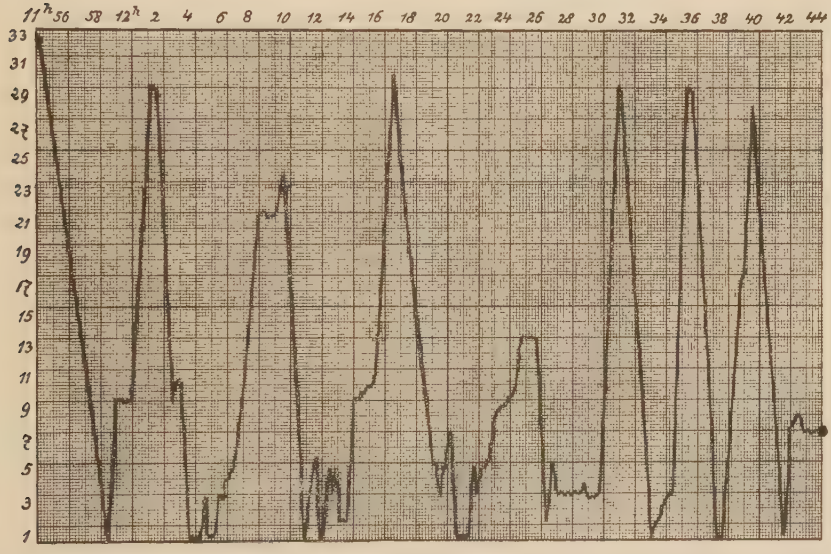


Daphnia magna 1. Spontane Lokomotionsperioden bei gleichmäßigem Oberlicht (elektrisch).

beiden Versuchstieren bei konstanter Beleuchtung, unter Ausschluss aller weiteren Reizursachen, während je fast einstündiger Beobachtungsdauer ausgeführt worden. Ähnliche periodische Bewegungen zeigten nun alle untersuchten Formen. Die Amplituden der Perioden können kleiner und größer sein, die Perioden selbst können sich über längere und kürzere Zeiträume ausdehnen, sie können mehr oder weniger unregelmäßig sein oder bei geringer Beweglichkeit der Tiere fast ganz verschwinden. Wenn sich aber deutliche Lokomotionen finden, so zeigen sie sich periodischen Schwankungen innerhalb gewisser Grenzen unterworfen. Der genaue Ablauf der periodischen Lokomotion ist ebenfalls sehr verschieden und hängt von dem Reizungszustand resp. der Beweglichkeit der Tiere ab. Bei Abwesenheit besonderer Reize pflegt der aufsteigende Teil der

Kurven durch verstärkte, der absteigende durch verringerte Antennenschläge herbeigeführt zu werden. Es sieht aus, als ob das Tier periodisch zu einer größeren Beweglichkeit angetrieben werde, die es dazu bringt, mit ziemlicher Geschwindigkeit auf die Lichtquelle loszuschwimmen. Nach einer Weile werden aber die Antennenschläge langsamer, größere Bewegungspausen treten ein und das Tier sinkt wieder abwärts. Je nach dem Erregungszustande können diese Bewegungen auch heftiger ausgeführt werden, indem die Bewegung zum Licht hin rascher erfolgt und das Abwärtsgehen nicht nur durch passives Sinken, sondern auch zum Teil durch aktive, nach unten gerichtete Schwimmbewegungen bewirkt wird.

Kurve II. 4. VII. 1908.



Daphnia magna 2. Spontane Lokomotionsperioden bei gleichmäßigem Oberlicht (elektrisch).

Aus dem über die Orientierung Gesagten geht hervor, dass die Lokomotion auch dann nach der Lichtquelle gerichtet sein muss, wenn diese sich seitlich oder unterhalb des Gefäßes befindet. Im ersteren Falle erhalten wir jedoch durch das Zusammentreffen von Licht und Schwerkraftwirkung Mischreaktionen, die dadurch veranlasst werden, dass bei dieser Anordnung beide Kräfte rechtwinkelig zueinander angreifen. Das Tier wird gezwungen, nicht nur der seitlichen Lichtquelle zuzustreben, sondern auch der Schwerkraft entgegenzuarbeiten. Da nun z. B. *Daphnia* dem seitlichen Licht den Rücken zudrehen kann, ohne sich dabei wesentlich aus der Normallage zu entfernen und da außerdem die Bewegungsorgane durch ihre Anordnung am vorderen Körperpole von selbst eine auf-

wärts gerichtete Bewegung begünstigen, so wird die Seitenlichtperiode leicht undeutlich. Außer der horizontalen Wanderrichtung kommen schräg aufwärts oder abwärts führende Perioden vor, die mitunter sehr unregelmäßig werden. Charakteristisch für diese Versuchsanordnung ist, dass die Bewegung vom Licht fort niemals durch Absinken, sondern nur durch aktive Schwimmbewegungen erfolgen kann. Bedingung für ihr Zustandekommen ist demnach ein gewisser Reizungszustand der Tiere, wie er weiter oben schon für aktive Abwärtsbewegungen vorausgesetzt wurde. Nimmt man den Tieren durch einen sehr niederen Wasserstand die Möglichkeit, sich anders als in horizontaler Richtung zu bewegen und sind außerdem die erforderlichen Bedingungen für das Zustandekommen einer leichten Erregung erfüllt, so kann man die rein horizontalen periodischen Bewegungen sehr augenscheinlich beobachten. Folgender Versuch soll dies verdeutlichen.

Versuch vom 8. VI. 1906. In einer flachen Schale wurden nacheinander *Cyclops, Diaptomus, Bosmina, Daphnia quadrangula*, einem mäßigen Lichte ausgesetzt. Sie sammelten sich in der dem Fenster zugekehrten (positiven) Ecke des Gefäßes, jedoch waren stets einige Individuen durch das Gefäß zerstreut oder in der entgegengesetzten (negativen) Ecke zu bemerken. Ich fing nun eine Zeitlang alle am negativen Pol des Gefäßes erscheinenden Tiere mit einer Pipette heraus. Der Erfolg war, dass nach einiger Zeit alle Tiere aus dem Gefäße entfernt waren.

Somit hatten sich sämtliche Individuen an dieser Wanderung beteiligt und die sogen. „positive Reaktion" charakterisierte sich als ein längeres Verweilen am positiven Pol des Gefäßes.

Ich kann bei Gelegenheit dieser Befunde auf die Einschränkung zurückkommen, die ich mit bezug auf die Rádl'sche Beobachtung über die Orientierung von *Daphnia* machen musste. Diese Tiere sind tatsächlich nicht immer mit dem Rücken gegen seitliches Licht orientiert, sondern nur dann, wenn sie keine Wanderungen unternehmen. Der positive Teil der Perioden nötigt die Tiere bei horizontaler Wanderung, ihre Einstellung zum Licht zu ändern und der Lichtquelle die Stirn zuzuwenden.

Die auffälligste Wirkung auf die Lokomotion hat von unten kommendes Licht. Da bei dieser Anordnung Licht und Schwerkraft in einer Richtung wirken, so muss notwendigerweise die Lokomotion völlig aufgehoben werden und die Tiere können nur mehr gegen den Boden des Gefäßes gerichtete Bewegungen ausführen. Das ist auch tatsächlich der Fall. Eine Ausnahme bildet

2) Im folgenden soll wie üblich der dem Licht zugekehrte Teil des Gefäßes und der Lokomotionen als positiv, der entgegengesetzten als negativ bezeichnet werden

aber der negative Teil der Perioden, insofern das Tier die Bewegung vom Licht fort durch aktive Ruderschläge unterstützt. Da aber aktive Bewegungen vom Licht fort, wie wir sahen, nur unter gewissen Bedingungen stattfinden, so werden wir oft beobachten können, dass Daphnien bei Unterlicht nach einiger Zeit wie festgeleimt am Boden des Gefäßes liegen und das Abdomen nach oben, den Kopf nach unten gerichtet, rasche Zuckungen mit den Antennen ausführen, die höchstens ein Umherkriechen auf dem Boden zur Folge haben.

Bei gewissen kleinen Formen, z. B. *Daphnia quadrangula*, *Bosmina*, gelingt es leicht, die spontanen Perioden der Lokomotion zu beobachten. Diese Tiere ordnen sich gewöhnlich in großen Scharen an einer bestimmten Stelle des Aquariums zu einer vertikalen Säule von einigen Zentimetern Breite an. Innerhalb dieser Säule von Tieren ist ein fortwährendes Auf und Ab, ein Steigen und Fallen zu beobachten, welches zunächst ganz regellos und unkontrollierbar erscheint. Fängt man aber eine Menge der Tiere mit einem Male heraus und setzt sie dann zusammen in das Gefäß zurück, so sammeln sie sich direkt unter der Oberfläche zu einem Haufen und fallen dann plötzlich alle gleichzeitig um einige Zentimeter herab. Mehr oder weniger schnell beginnen dann die einzelnen Individuen wieder aufwärts zu streben, um, an der Oberfläche angelangt, abermals abwärts zu sinken. Da aber in der Schnelligkeit der Lokomotion Unterschiede bestehen, so kommt es immer weniger zu einem Zusammenfallen der individuellen Perioden und schließlich entsteht wieder das oben geschilderte Bild regellosen Auf- und Abwimmelns.

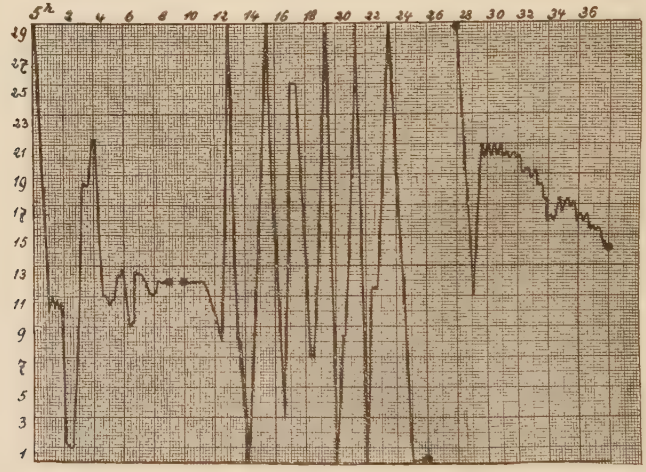
Es scheint mir in diesen „kleinen Lokomotionsperioden“ ein sehr weit verbreitetes Phänomen vorzuliegen, dessen Bedeutung für die Planktonorganismen ich im zweiten Teile meiner Arbeit teilweise zu erklären versuche. Nicht nur zeigen scheinbar alle planktonischen Entomostraken solche Perioden kurzer Dauer neben den täglichen, die eingangs beschrieben wurden; auch von Ciliaten ist mir mündlich ein Gleiches berichtet worden. Für die Mysiden finden wir eine kurze Beobachtung über „regelmäßiges Hin- und Herschwimmen in der Richtung des Lichteinfalles“ bei Bauer. Bei Medusen habe ich im klaren Wasser der norwegischen Fjorde dieselbe Erscheinung beobachtet, und Oltmanns beschreibt bis ins einzelne entsprechende Vorgänge bei Volvociden, die er als „Reihenmarsch der *Volvox*-Weibchen“ bezeichnet. Auch Pfeffer spricht von autogenen, periodischem Wechsel der Lichtstimmung bei Pflanzen. Dass man auch in Mückenschwärmen, bei Eintagsfliegen und ähnlichen Insekten ein Gleiches bemerkt, sei nebenbei auch ins Gedächtnis zurückgerufen. Das Fliegen der Insekten zum Licht ist ebenfalls von periodischen entgegengesetzt gerichteten Flugbewegungen unter-

brochen, so dass auch hier kleine Lokomotionsperioden auftreten. Es ist selbstverständlich, dass im engen Beobachtungsgefäß der Ausfall der Perioden durch Anstoßen an die Gefäßwände, chemische Beschaffenheit des Wassers (s. weiter unten) etc. wesentlich modifiziert wird. Die Erscheinung selbst lässt sich aber, wie ich glaube, ganz einwandfrei beobachten. Diese Tatsache wirft auf viele bisherige Versuche über Reizreaktionen planktonischer Organismen ein neues Licht und ist für die Kritik offenbar von großer Bedeutung.

C. Die Reaktionen auf Lichtreiz.

Das geschilderte normale Verhalten der Cladoceren ist die Folge einer Anzahl von Reizwirkungen, deren Analyse im folgenden versucht werden soll. Zu diesem Zwecke ist es nötig, die Einwirkung

Kurve III. 2. VI. 1908.



Daphnia quadrangula 1. 5^h Normales Wasser. 5^h 10′ Sauerstoffarmes Wasser. 5^h 28′ Sauerstoffreiches Wasser. Diffuses Tageslicht.

verschiedener Reizursachen auf die Lokomotion der Cladoceren zu untersuchen. Aus der großen Zahl äußerer und innerer Reize, die einen Organismus zu Reaktionen veranlassen, kommen zunächst das Licht und die chemische Zusammensetzung des Wassers, ferner die Temperatur, Erschütterung und elektrische Ströme für das Experiment in Betracht. Von diesen kann nun das Licht, wie wir gesehen haben, bei Ausbildung eines Lichtorientierungsorgans bewegungsrichtend wirken, da die Lichtstrahlen im allgemeinen von einer eng begrenzten Fläche, der Lichtquelle auszugehen pflegen. Im folgenden wollen wir versuchen, diejenigen Wirkungen des Lichts, die allein von seiner Intensität abhängen, von denen zu scheiden, die durch seine örtliche Konzentration zur Lichtquelle bedingt

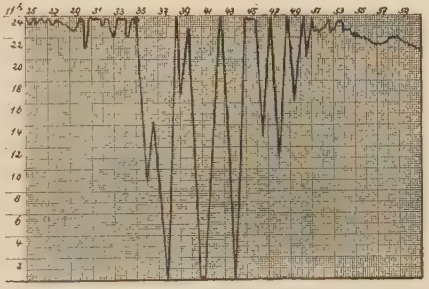
werden. Die Ergebnisse der Versuche werden die Berechtigung dieses Vorgehens ergeben.

Ich war bisher nicht in der Lage, meine Untersuchungen für eine größere Anzahl von Reizmitteln durchzuführen. Immerhin habe ich neben meinen Experimenten mit Lichtreizen einige Vorversuche über die Einwirkung von Sauerstoffmangel und -überfluss sowie ein paar Beobachtungen über Erschütterungsreize gemacht, die mich zu der Ansicht brachten, dass die verschiedensten Reizmittel häufig zu gleichen Reizwirkungen Anlass geben können.

Ein Reizmittel kann entweder durch seine absolute Intensität oder aber durch Schwankungen derselben wirken. Die Intensitätsschwankungen können entweder in einer Erhöhung oder Herabsetzung der Intensität bestehen. Wir werden im folgenden sehen, welche dieser Reizarten für die Cladoceren in Betracht kommen.

Werfen wir zunächst einen Blick auf die Kurve IV, welche das Verhalten von *Daphnia* bei Lichtreiz (Erhöhung der Lichtintensität) veranschaulicht. Wir sehen das Versuchstier zunächst in kleinen Ruheperioden auf- und abschwimmen, dann aber nach Eintritt des Reizes eine starke Beweglichkeit zeigen, die es in rascher Folge von einem Ende des Gefäßes zum anderen führt. Die einzelne Periode umfasst 2—3 Minuten. Meist bewirkt das Anstoßen an die Gefäßwand, resp. die Oberfläche, mehr oder weniger schnell die Umkehr; mitunter kehrt das Tier aber auch spontan im freien Wasser um. Die Reaktion auf den Lichtreiz ist momentan. — Man sieht zunächst, wie die Reizursache eine Vergrößerung der Amplitude der periodischen Bewegungen veranlasst. Man kann diese Reaktion als eine allgemeine Reizbeantwortung ansehen, die als Folgeerscheinung verschiedener Reizursachen auftritt (vgl. Kurve III).

Kurve IV. 4. VI. 1908.



Daphnia quadrangula 2. 11^h 25′ Diffuses Licht (Oberlicht). 11^h 35′ Sonne 11^h 55′ Diffuses Licht.

Bei weiterer Betrachtung der Kurve zeigt sich aber, dass die Amplituden der Bewegungen nach der Reizung kleiner und kleiner werden, um schließlich den gleichen Umfang zu erreichen, den sie vor der Reizung besaßen. Der Reiz ist abgeklungen, resp. das Tier hat sich der veränderten Belichtung adaptiert. Wir sehen hier ein Charakteristikum der Lichtreizung vor uns; der Lichtreiz wirkt nur ganz kurze Zeit, die Adaption tritt sehr schnell ein. Daraus geht schon hervor, dass nur Veränderungen der Lichtintensität als Reize wirken können,

nicht aber deren absolute Höhe. Die besprochene Lichtreizkurve ist typisch. Ich konnte bei Cladoceren auf Lichtreiz niemals Dauerreaktionen erhalten; stets trat, wie in dem dargestellten Fall, nach kurzer Zeit Adaptation ein. Wenn im Endresultat doch dauernde Wirkungen der Lichtreizung auftreten, so müssen diese durch fortgesetzte Einzelreize verursacht sein. Dass das tatsächlich stets der Fall zu sein scheint, wird sich weiter unten ergeben.

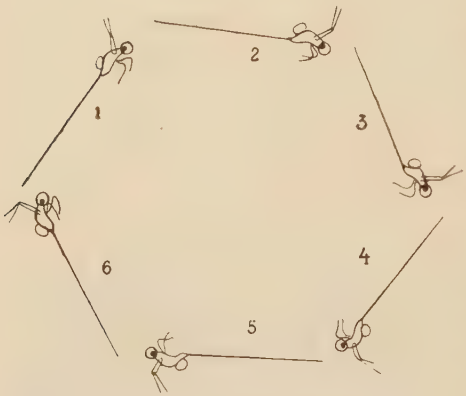


Fig. 3. *Bythotrephes.*

Ich habe mir Mühe gegeben, über das Wesen der Adaptation bei den Cladoceren Klarheit zu bekommen, indem ich die Augen von hell- und dunkeladaptierten Tieren teils in vivo, teils an Schnittserien untersuchte. Ich konnte aber weder Pigmentwanderungen noch sonst eine Veränderung konstatieren. Es wird sich dabei also wahrscheinlich um feinere (chemische?) Vorgänge im Sehapparat, resp. den nervösen Centren, handeln.

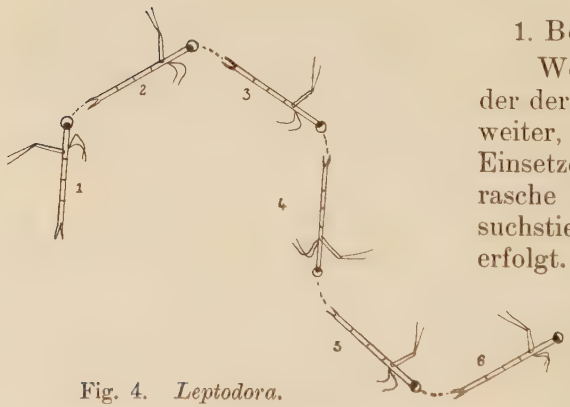


Fig. 4. *Leptodora.*

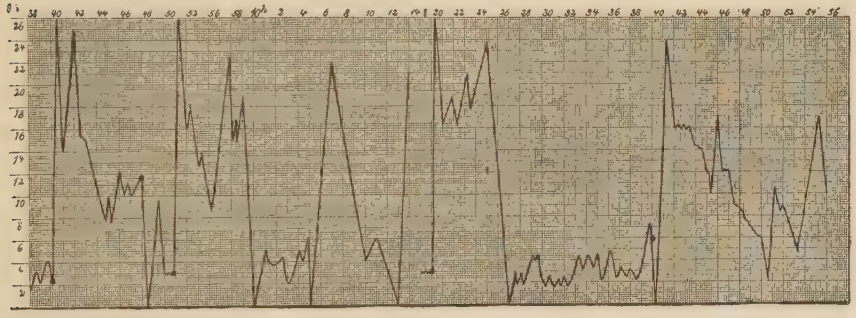
1. Bewegungsreflexe.

Wenden wir uns nun wieder der Kurve zu, so sehen wir weiter, wie unmittelbar nach Einsetzen des Lichtreizes eine rasche Entfernung des Versuchstieres von der Lichtquelle erfolgt. Damit zeigt sich uns eine zweite, für die Beantwortung von Lichtreizen bei Cladoceren ganz charakteristische Erscheinung. Ebenso durchgehends ist das gegenteilige Phänomen zu beobachten: das Aufsuchen der Lichtquelle bei Verdunkelung. Diese beiden Bewegungsreflexe, den positiven und negativen phototaktischen Reflex, konnte ich an sämtlichen untersuchten Cladoceren und auch an einigen Copepoden (Diaptomiden) konstatieren. Sie dürften ebenfalls zu den allgemeinen physiologischen Eigenschaften des Zooplanktons gehören. Über den genaueren Ablauf dieser Reflexe möchte ich noch einige weitere Angaben machen.

Was zunächst die Analyse der dabei auftretenden Bewegungen

betrifft, so können die Skizzen 2, 3 u. 4 für *Daphnia*, *Bythotrephes* und *Leptodora* darüber Auskunft geben. Stellung 1 (in Fig. 4 Stellung 2) stellt die Normallage dar, während die beiden folgenden Stellungen während des Fluchtreflexes, also z. B. nach Erhöhung der Belichtung eintreten. Bei Erhellung werden nämlich die Antennen rückwärts gedrückt und damit der Körper vornübergeneigt, erst in die Horizontale, dann abwärts. Darauf lassen die Antennenschläge nach und das Tier sinkt in der Normallage langsam abwärts. Bei Verdunkelung dagegen erfolgt stärkeres Abwärtsschlagen der Antennen bei fast vertikaler Einstellung des Körpers. Die übrigen Figuren der Skizzen stellen die Veränderungen der Lage dar, welche das Versuchstier durchmacht, sobald es in den Bereich einer zweiten, gleichstarken, aber unterhalb des Gefäßes angebrachten Lichtquelle gerät. Der Fluchtreflex erfolgt hier einfach in verkehrter Körperlage, ausgenommen bei Leptodora, die ich niemals die Rückenlage einnehmen sah.

Kurve V. 1. VI. 1908.



Daphnia magna 3. Elektrisches Oberlicht. 9^h 40′ Ein Papierfilter aufgedeckt. 9^h 48′ Filter abgedeckt. 9^h 55′ Zwei Filter aufgedeckt. 10^h 20′ Noch zwei Filter aufgedeckt. 10^h 40′ Zwei Filter abgedeckt.

a) Das relative Optimum Aus der Tatsache der Adaptation geht bereits hervor, dass es bei den besprochenen Formen kein festes Optimum der Belichtung geben kann. Vielmehr muss das „Optimum“ jeweils bestimmt werden durch die Lichtintensität, für die das Tier adaptiert ist; Erhellung und Verdunkelung müssen als von dieser Intensität ausgehend gerechnet werden. Werfen wir einen Blick auf die Kurve V, in deren Verlauf das Versuchstier dreimal einer Verdunkelung des Lichts durch eingeschaltete Pauspapierfilter ausgesetzt wurde. Jedesmal sieht man das Tier auf den Reiz durch promptes Aufsteigen antworten; vier und zuletzt sechs Schichten Pauspapier wirken in gleicher Weise. Als aber zum Schluss durch Abdecken zweier Schichten eine geringe Erhellung eintritt, geht das Tier sofort auf den Boden des Gefäßes herab, und zwar durch rasche, aktive Bewegungen. Obwohl also

die absolute Lichtintensität zuletzt die gleiche war, die vorher als Verdunkelungsreiz Aufsteigen veranlasst hatte, so kann sie trotzdem ein Abwärtsgehen des Tieres bewirken, wenn sie auf eine geringere Intensität folgt. Das durch diese Kurve festgelegte Verhalten findet durch zahlreiche, weitere für *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Daphnia magna* u. s. f. ausgiebige Bestätigung. Ein einfacher Versuch verdeutlicht diese Verhältnisse äußerst sinnfällig.

Versuch vom 23. V. 1906. In einem länglichen Aquarium, dessen Längsachse dem Lichteinfall parallel stand, waren Daphnien ziemlich gleichmäßig verteilt. Wurde der Fenstervorhang zur Hälfte herabgelassen, so eilten sofort alle Tiere zur Lichtseite. Wurde er ganz geschlossen, so verstärkten sich diese Bewegungen. Öffnete ich aber wieder zur Hälfte, so erfolgte ein eiliger Rückzug der Tiere an die Zimmerseite.

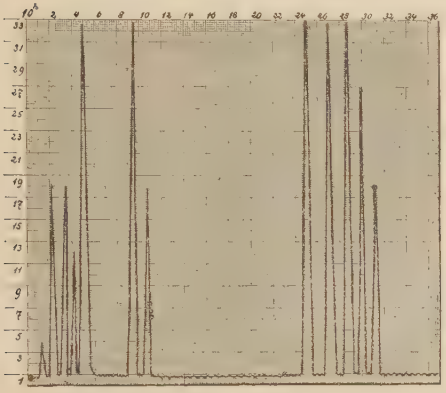
Es lässt sich demnach für die Cladoceren der Satz aufstellen: das „Optimum" der Belichtung ist relativ bestimmt durch die Lichtintensität, an welche die Tiere adaptiert sind. Herabsetzen der Intensität hat Bewegung zum Licht hin, Erhöhen die Flucht vom Licht fort zur Folge. Streng genommen ist es also nicht richtig, von einem Optimum zu sprechen, da dieses Wort zunächst für absolute Werte in Anspruch genommen wird. Man sollte daher ausdrücklich von einem „relativen" oder „adaptiven" Optimum sprechen, resp. diesen Ausdruck überhaupt vermeiden und „Adaptationsintensität" dafür setzen. Diejenige örtliche Region, in der das Licht die Adaptationsintensität besitzt, kann als „Adaptationszone" bezeichnet werden.

b) Reizschwellen. Die Verkleinerung der Amplitude der periodischen Lokomotion bei Herabsetzung der Lichtintensität lässt sich ebensogut beobachten, wie wir es bei der entgegengesetzte Erscheinung gesehen haben. Es kann bei ausreichender Verdunkelung bei manchen Formen sogar bis zu völliger Bewegungslosigkeit kommen. Kurve VI zeigt solche Ruheperioden bei *Leptodora* nach Einschalten eines Filters aus rotem Papier zwischen Lichtquelle und Gefäß, während auf Kurve V gut erkennbar ist, wie nach Auflegen der größten Filterzahl eine merkliche Verkleinerung der Perioden eintritt. Nach Entfernung zweier Schichten erreicht dort die Bewegung wieder ihren alten Umfang. Im ersteren Falle sank die Belichtungsintensität unter die „untere Reizschwelle", d. h. diejenige Stärke, bei der das Licht überhaupt noch Reizwirkungen ausüben kann.

Aus dem Vorhandensein einer unteren Lichtreizschwelle geht hervor, dass es möglich sein muss, die verstärkte Reizwirkung bei Änderungen der Lichtintensität zu vermeiden, wenn der Unterschied in der Zeiteinheit sehr gering bleibt. Man muss also imstande

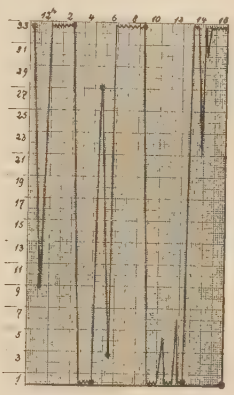
sein, durch ganz allmähliches Steigern der Lichtintensität einen Lichtreiz „einzuschleichen", wie das für den elektrischen Reiz der Fall ist. Man wird dabei keine momentane Reaktion, sondern nur eine allmähliche Verschiebung der Perioden beobachten können. Ich füge hier einen Versuch ein, der das Einschleichen des Lichtreizes verdeutlicht.

Kurve VI. 8. VII. 1908.



Leptodora hyalina. Oberlicht (Liliput-Bogenlampe). 10^h 11′ Filter aus rotem Papier aufgedeckt. 10^h 23′ Filter abgedeckt. 10^h 31′ Filter wieder aufgedeckt.

Kurve VII. 7. VII. 1908.



Bythotrephes longimanus. Elektr. Oberlicht und Unterlicht.

11^h 58′	Oberlicht
11^h 59′	Unterlicht
12^h 2′	Oberlicht
12^h 4′	Unterlicht
12^h 4½′	Oberlicht
12^h 5½′	Unterlicht
12^h 8½′	Oberlicht
12^h 12½′	Unterlicht

Versuch vom 23. V. 1906. Ich deckte auf ein Gefäß mit Daphnien ganz allmählich eine Schicht eines sehr dünnen Pauspapieres nach der anderen. Es zeigte sich kein positiver Reflex. Wenn ich dagegen mehrere Blätter abdeckte oder wieder aufdeckte, so erfolgte deutliche Reizbeantwortung.

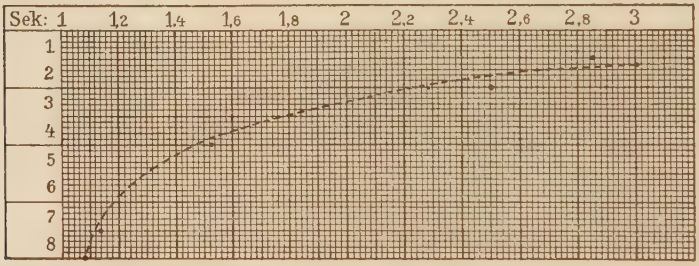
Erhöht man den Lichtreiz plötzlich um einen großen Betrag, so treten Schreckreaktionen ein, die auf Überreizung beruhen. Das Versuchstier beginnt dauernd kopfüber zu purzeln und schließlich wie ein Kreisel in horizontaler Richtung um sein Auge als Mittelpunkt zu rotieren. Diese Bewegung stellt eine krampfartige Summation von Fluchtbewegungen der weiter oben beschriebenen Art dar. Man kann diese übermaximale Lichtreizung sehr lange fortsetzen, wenn man abwechselnd Licht und Dunkel auf das Tier wirken lässt. Bis zum Eintreten eines Tetanus konnte ich aber die Summation nicht verstärken.

Eine ähnliche, wenn auch weniger heftige und andauernde Reizwirkung konnte ich oft durch Erschütterung des Beobachtungs-

gefäßes erzielen, besonders wenn die Tiere schon erregt waren. Es ist dies ein deutliches Beispiel dafür, dass verschiedene Reizmittel gleiche Effekte herbeiführen können.

c) Bewegungsintensität. Nachdem über die Relativität des Optimums Gesagten ist es wohl selbstverständlich, dass die Reaktionsbewegungen der Cladoceren auf Lichtreiz nicht immer proportional zur Intensitätszunahme des Lichts an Stärke (d. h. Wegstrecke pro Zeiteinheit) zunehmen, wie dies von Parker behauptet wurde. Solange die Lichtintensität innerhalb derjenigen Grenzen bleibt, die überhaupt das Zustandekommen normaler Reaktionen erlaubt, d. h. weder inframinimal noch supramaximal wird, hat die absolute Lichtstärke keine Bedeutung für die Reaktionsgröße. Vielmehr besteht die Proportionalität nur für die relative Reizintensität, und zwar ebensowohl für Verdunkelungs- wie für Erhellungsreiz. Die Kurve VIII

Kurve VIII. 30. VI. 1908.



Daphnia magna. Reaktionsgrößen bei Verdunkelungsreizen. Ordinate: Anzahl der gleichzeitig aufgedeckten Pauspapierfilter. Abszisse: Zahl der Sekunden, die zur Zurücklegung von 1 cm Weg benötigt wurden. (Interpolierte Kurve.)

zeigt die Reaktionsgrößen bei zunehmenden Verdunkelungsreizen für eine *Daphnia magna*. Es wurde bei jeder Reizung die Zeit gemessen, die das Versuchstier nach Eintreten des Reizes zur Zurücklegung einer bestimmten Strecke benötigte. Diese Kurve bedarf allerdings noch der weiteren Bearbeitung. Auch hier will ich noch einen Versuch anführen:

> Versuch vom 22. V. 1906. In einem Glaszylinder befanden sich Daphnien verstreut. Durch Aufdecken eines Pauspapierfilters wurden alle zum Aufsteigen gebracht. Weitere Filter verstärkten diese Bewegung beträchtlich. Als aber acht Filter aufgedeckt waren, ließen die Bewegungen sichtlich nach und es erfolgte langsames Absinken der Tiere.

Aus diesem Versuch geht ebenfalls das Anwachsen der Reaktionsgröße mit der relativen Reizgröße hervor. Außerdem ist die Wirkung ersichtlich, welche durch das Überschreiten der unteren Reizschwelle, also inframinimale Belichtung, hervorgebracht wird.

Ich habe versucht, die Augenbewegungen von *Daphnia* auch zu ihren Reizreaktionen in Beziehung zu setzen. Die Versuchstiere

reagierten aber auf Beschattung des Auges meist durch Kontraktion des oberen Augenmuskels, gleichgültig, wie sie zum Licht orientiert waren. Die Reaktionen waren zudem so unsicher, dass ich von einem genaueren Eingehen auf diese Frage Abstand nehme.

2. Hemmungsreflexe.

Es erübrigt sich noch, über eigenartige Lähmungserscheinungen bei Lichtreizen zu berichten, die ich an *Daphnia pulex* aus einem bestimmten Waldteich bei München beobachtete. Diese Tiere reagierten auf Lichtreize jeder Art nur durch Verlangsamung der Schlagfrequenz ihrer Antennen unmittelbar nach Veränderungen der Lichtintensität. Fünf Exemplare, die ich genauer daraufhin untersuchte, brauchten normaliter für fünf Antennenschläge die Zeit von 10 Sekunden. Bei Verdunkelungsreiz wuchs die benötigte Zeit auf 20 Sekunden, also um das Doppelte, bei Erhellung sogar auf 25 Sekunden. Es sind bei der Berechnung nur die ersten fünf Antennenschläge nach der Reizung in Betracht gezogen worden. Ich muss hinzufügen, dass das Gewässer, aus dem die Tiere stammten, tiefbraun und sehr undurchsichtig war und dass alle darin befindlichen Cladoceren und Copepoden merkwürdig intensiv rot oder blau gefärbt waren. Die schön durchsichtigen pelagischen Formen des klaren Starnberger Sees reagieren dagegen mit größter Feinheit auf Lichtreize. Es ist aus dieser Tatsache ersichtlich, eine wie große Rolle das Milieu der Tiere für ihr biologisches Verhalten spielt. Ebenso sahen wir verschiedene Altersstufen verschieden reagieren, und es ist selbstverständlich, dass auch die einzelnen Spezies Abweichungen zeigen, die durch ihre Organisationsunterschiede bedingt sind. Durch diese Mannigfaltigkeit der Erscheinungen entstehen dem Beobachter ganz besondere Schwierigkeiten, die sich auch in der Verschiedenheit der Befunde und theoretischen Anschauungen der Autoren aussprechen, welche auf diesem Gebiete gearbeitet haben.

Zusatz: Als Zusatz möchte ich noch eines Versuches über den Einfluss der chemischen Beschaffenheit des Wassers auf die Lichtreaktion bei Cladoceren Erwähnung tun, der mir nicht ohne Interesse zu sein scheint.

Versuch vom 15. VI. 1908. In einem schmalen hohen Glase, das fauliges Wasser enthielt und mit seiner Längsachse parallel zum Lichteinfall stand, sammelten sich *Daphnia quadrangula* an der Fensterseite dicht unter der Oberfläche. Ich deckte eine Kiste von oben über das Glas, die den oberen Teil der Wassersäule beschattete. Die Daphnien sammelten sich nun unterhalb des unteren Randes der Kiste an der oberen Grenze des Lichteinfalls. Durch weiteres Senken der Kiste konnte ich die Daphnien beliebig lange

zwingen, sich in der Nähe des Bodens aufzuhalten. Wurden die Tiere in frisches Wasser gesetzt, so hörte die Ansammlung am positiven Pol auf.

Hier verursacht also die chemische Zusammensetzung des Wassers eine Verschiebung der Perioden auf das Licht hin. Dieser Fall zeigt, wie schwer es ist, bei der Anstellung von Versuchen Nebenwirkungen auszuschließen. Ganz besonders schwierig denke ich mir diese Aufgabe bei den in dieser Beziehung so heiklen Seewassertieren.

II.

Theoretischer Teil.

A. Literatur.

Vom Licht orientierte Bewegungen wurden zuerst bei Pflanzen entdeckt und unter dem Namen der heliotropischen Krümmungen beschrieben. Später kamen zu den Heliotropismen der festsitzenden Pflanzen ähnliche Erscheinungen bei beweglichen Schwärmsporen, Bakterien u. s. w., die sich bei ihrer Lokomotion ebenfalls nach dem Licht richteten. Man stellte diese Vorgänge als Phototaxis dem Phototropismus der festsitzenden Organismen gegenüber. Nach Strasburger's Untersuchungen nahm man an, dass die Lichtstrahlen den phototaktischen Organismus nötigen, eine „Symmetrieachse" seines Körpers in die Richtung des einfallenden Lichtes einzustellen und sich in dieser Richtung entweder in positivem oder negativem Sinne zu bewegen. Ersteres geschieht in normalem, letzteres in sehr starkem Licht. Loeb entdeckte später im Tierreich ganz analoge Verhältnisse, die er als Heliotropismus der Tiere bezeichnet. Er ist der Ansicht, dass das Licht durch seine photochemischen Wirkungen auf die Plasmaspannung der beleuchteten Körperseite das Tier zwinge, seine Körperachse in die Richtung der Lichtstrahlen einzustellen. Dabei weist er mit allem Nachdruck darauf hin, dass es sich beim Heliotropismus der Tiere nicht um eine Vorliebe für helle oder dunkle Beleuchtung, sondern um einen rein maschinenmäßigen Reaktionsvorgang handle. Das Vorhandensein des Heliotropismus macht er vom Bestehen einer Orientierung des Tieres zur Lichtquelle abhängig. Wo eine solche nicht ausgebildet ist, die Tiere aber auf Insitätsschwankungen des Lichts durch unorientierte lokomotorische Bewegungen reagieren, spricht er von „Unterschiedsempfindlichkeit". Diese Gegenüberstellung hat zu vielen Missverständnissen und Kontroversen Anlaß gegeben und in der Tat scheint sie nicht berechtigt. Ich werde darauf in der Fortsetzung dieser Arbeit zurückzukommen haben.

Allgemeine Veränderungen der Lichtintensität haben nach Loeb für den echten Heliotropismus insoferne eine Bedeutung, als „starkes Licht positive Tiere negativ macht, schwaches dagegen negative positiv".

Positivität und Negativität des Tieres werden also durch eine bestimmte physiologische Disposition bestimmt. Äußere Agentien, wie z. B. extreme Lichtverhältnisse, können diese Disposition beeinflussen. Nicht allein starkes und schwaches Licht haben diese Wirkung. Loeb machte vielmehr die wichtige Entdeckung, dass Änderungen in der Konzentration des Seewassers sowie in der Temperatur umkehrend auf den Charakter des Phototropismus wirken und zwar war nicht die Änderung, sondern die absolute Höhe der Konzentration resp. der Temperatur für das Verhalten der Tiere maßgebend. Bei Reizung durch galvanische Ströme beobachtete Loeb einseitig lähmende Wirkungen auf den Bewegungsapparat der Versuchstiere, die zu einem Galvanotropismus genau nach seiner Tropismentheorie führte.

Im Jahre 1892 veröffentlichte Oltmanns eine Arbeit über die Lichtreaktionen von *Volvox* und anderen niederen Pflanzen, die zu den bahnbrechenden Werken auf diesem Gebiet gehört. Er benutzte zu seinen Versuchen ein Aquarium, dessen Seitenwände aus keilförmigen Gelatine-Tusche-Prismen bestanden, in dem also eine gleichmäßig abgestufte Lichtintensität herrschte. In einem solchen Gefäß suchten nun sämtliche *Volvox*-Individuen stets eine ganz bestimmte, durch die Lichtintensität bedingte Zone auf. Durch Verändern der Intensität der Lichtquelle konnten die Volvocinen veranlasst werden, sich hinter eine andere Stelle des Gelatinekeils zu begeben, wo die Intensität der Beleuchtung offenbar der vorherigen etwa entsprach. War die Ansammlung an einer bestimmten Stelle erfolgt, so begannen die Weibchen periodische Vertikalwanderungen, die Oltmanns als „Reihenmarsch" bezeichnet und die nach der Beschreibung ganz mit den von mir an Cladoceren beobachteten periodischen Lokomotionsschwankungen übereinstimmen. Der Reihenmarsch war durch die Schwerkraft hervorgerufen, also vertikal. Ein absolutes Optimum der Lichtintensität wurde nicht festgestellt; vielmehr trat für alle verwendeten Intensitäten Adaptation ein. Demgemäß bewirkten nur Veränderungen der Intensität einen Reiz und die Bewegungen wurden um so stärker, je weiter die Intensität sich von der jeweiligen Adaptationsintensität nach oben oder unten entfernte. — Auf Grund dieser Befunde bestritt Oltmanns die Anschauung, als handle es sich beim Phototropismus allein um eine Einstellung des Körpers in die Achse der Lichtstrahlen. Die Intensität des Lichtes schien ihm das maßgebende, die Einstellung nur als ein Mittel, die dem Organismus zusagende Intensität aufzusuchen. Er nannte die Fähigkeit, Unterschiede der Lichtintensität zu empfinden, Photometrie.

Ich übergehe die zahlreichen Arbeiten von Verworn, Yerkes, Parker, Holt und Lee, Davenport und Cannon und vielen anderen, da sie der bestehenden theoretischen Kontroverse keine

neue Wendung geben konnten, trotz mannigfacher Versuche zur Klärung und Entscheidung der Frage. Erst Jennings gelang es in einer Serie äußerst exakter Arbeiten, weitere Gesichtspunkte zur Kenntnis des Phototropismus zu gewinnen. Ich muss diese Versuche genauer beschreiben, da sie für die spätere theoretische Betrachtung von grundlegender Bedeutung sind. Unter den von Jennings untersuchten Formen lassen sich zwei Typen unterscheiden. Der erste wird repräsentiert durch *Stentor*, ein ciliates Infusor. Dieses Tier bewegt sich in mäßig erleuchtetem Wasser, ohne eine bestimmte Richtung einzuhalten, indem es dabei Schraubendrehungen um seine Längsachse ausführt. Sobald es aber mit dem vorderen Körperpol in eine Zone helleren Lichtes gerät, hält der Schlag seiner Cilien an und setzt sich in umgekehrter Richtung fort: das Tier führt eine Rückzugsbewegung aus. Dabei dreht es sich nach einer bestimmten, durch seine Organisation bedingten Seite, so dass der vordere Körperpol etwas nach dieser Seite hin gewendet wird. Alsbald beginnt wieder die Vorwärtsbewegung und zwar in der neuen Richtung; sie wird solange fortgesetzt, bis das Tier wieder an eine Intensitätsgrenze stößt; dann erfolgt die gleiche Reaktion von neuem. Das Resultat ist, dass das Tier stets in einer Zone gleichmäßiger Lichtintensität gehalten wird. Bestrahlt man es mit starkem Licht, so fährt es solange fort, die angegebene Bewegungsreaktion auszuführen, bis sein vorderer Körperpol direkt vom Licht fortgewendet ist. Solange das Licht stark genug ist, muss jede Abweichung aus dieser Richtung eine stärkere Belichtung des vorderen Körperpols und damit einen Reiz herbeiführen, so dass das Tier dauernd vom Licht fortzuschwimmen genötigt ist.

Der zweite Typ wird durch *Euglena*, eine Flagellate, dargestellt. Auch dieses Tier bewegt sich normalerweise durch Schraubendrehungen um seine Längsachse vorwärts. Sobald es dabei eine Verminderung der Lichtintensität verspürt, was der Fall ist, wenn eine vom Licht abgewendete Lage des lichtempfindlichen vorderen Körperpols eingenommen wird, hält die Vorwärtsbewegung an und es treten Kreiselbewegungen um den hinteren Körperpol ein. Dabei beschreibt der vordere Körperpol eine Kreisbahn von größerem Durchmesser als bei der normalen Schraubenbewegung, und es muss in dieser Bahn eine Stelle geben, in der der vordere Körperpol voller vom Licht getroffen wird als vorher. In dieser Stellung tritt also eine Abnahme des Reizes ein und das Tier schwimmt von neuem vorwärts. Ist auch jetzt die Lage ungünstig, so wird die Reaktion wiederholt, solange bis das Tier auf das Licht hingewendet ist. Eine allgemeine Herabsetzung der Lichtintensität veranlasst natürlich auch die angegebene Bewegungsreaktion, ohne aber eine neue Richtung der Bewegung zu bewirken. — In sehr starkem Licht kann sich die Bewegung auch umkehren. Die Tiere

drehen dann den vorderen Körperpol aus dem Licht fort und schwimmen in dieser Richtung weiter.

Wir sehen also hier zwei sorgfältig beobachtete Fälle vor uns, bei denen das Licht zweifellos eine bewegungsregulierende Wirkung besitzt und doch keine Orientierung des Körpers stattzufinden braucht. Sowohl *Stentor* wie *Euglena* sind mitunter ganz unorientiert und finden eine Einstellung zum Licht nur durch eine Reihe nicht direkt zum Ziel führender Bewegungen. Jennings wies daher daraufhin, dass seine Befunde mit der Tropismendefinition von Loeb schlechterdings unvereinbar seien. Das oben beschriebene Verhalten von *Euglena* ist zur Erklärung der orientierenden Wirkung des Lichts von allergrößtem Interesse. *Euglena* würde, obwohl positiv phototropisch, vom Helleren ins Dunklere gehen, wenn sie sich dabei auf die Lichtquelle hin bewegt. Trotzdem ist aber die Lichtintensität allein für ihre Bewegungen verantwortlich, da jede Abweichung aus der Richtung des Lichtstrahls als Reiz empfunden wird. Nur können allgemeine Veränderungen der Intensität, die nicht mit Richtungsänderungen der Lichtquelle verbunden sind, keine neue Orientierung herbeiführen. — Jennings zeigte ferner, dass auf chemische Reize ganz analoge Reaktionen seiner Versuchstiere stattfanden, wie auf Lichtreiz, und dass der „Galvanotropismus" einen Spezialfall darstelle, der zur Erklärung der Tropismen nur mit Vorsicht herangezogen werden darf. Er nannte die Reaktionsweise durch stereotype Bewegungen, die nicht direkt zum Ziel führen müssen, „the method of trial and error".

Etwa gleichzeitig mit Jennings publizierte Rothert eine Arbeit, in der er von ganz entsprechenden Reaktionen bei einer großen Zahl von Bakterienarten berichtet. Er nennt diese Reaktionsform „apobatische Phototaxis" (Fluchtbewegungen) im Gegensatz zur „strophischen Phototaxis" (Wendebewegungen). Von letzterer nimmt er an, dass sie nicht durch Intensitätsunterschiede der Belichtung, sondern durch Richtungswirkungen des Lichtes hervorgerufen wird.

Eine ganz andere Behandlung erfuhr die Frage des Phototropismus um dieselbe Zeit durch Rádl, dessen Befunde ich zum Teile im I. Abschnitt dieser Arbeit bereits zitiert habe. Rádl legte allen Nachdruck auf die Tatsache der Orientierung und nennt jede Orientierung zum Licht einen Phototropismus, seien es die Krümmungen der Pflanzen oder die Augendrehungen der Daphnien, Insekten und höheren Tiere. Die „gerichtete Bewegung" ist nach ihm nur eine Folge der Augenorientierung und hat mit dem Phototropismus als solchem nichts zu tun. Er verwirft demgemäß die Unterscheidung zwischen Phototropismus und Phototaxis. Auf seine vortreffliche Kritik der bestehenden Begriffe einzugehen, verbietet mir der Raum. Nach Abschluss meiner Versuche lernte ich noch eine weitere Arbeit über Lichtreaktionen kennen, die ebenfalls zum theoretischen

Verständnis des Phototropismus wertvolle Beiträge liefert. Es ist die Abhandlung von Viktor Bauer über „die reflektorische Regulierung von Schwimmbewegungen bei den Mysiden". Diese hochstehenden Krustazeen besitzen bereits Statocysten und es ist von großem Interesse, zu sehen, wie die Lichtorientierung neben der Schwerkraftsorientierung bestehen kann. Um ein kurzes Resumé der Arbeit zu geben, zitiere ich Bauer selbst. „Die Statocysten regulieren reflektorisch den Tonus des als Horizontalsteuer wirkenden Abdomens." „Auf den Bewegungsapparat sind die Statocysten ohne Einfluss." „Bei starkem Lichteinfall von oben tritt eine Haltung des Abdomens ein, welche die Tiere in die Tiefe führt." „Die Augen beeinflussen reflektorisch die Ruderfüße der Gegenseite und zwar im Sinne einer Hemmung." — Demnach erfolgt die seitliche Orientierung der Tiere in der Weise, dass bei Lichtreizung des einen Auges die Ruderfüße der Gegenseite gehemmt werden, also eine Regulierung der Bewegungen in bezug auf das Licht erfolgt. Sowohl Zu- als Abnahme des Lichtes wirken als Reiz, und zwar in derselben Weise, wie ich sie für die Daphniden beschrieben habe. — „Wir kommen also zu dem Resultat, dass die Mysiden nach vorhergehender Verdunkelung negativ, nach Aufenthalt im hellen Licht positiv phototaktisch reagieren. Des weiteren zeigte sich, dass diese Reaktion bald aufhört und in ein Hin- und Herschwimmen in der Richtung des Lichteinfalles übergeht, welches die Tiere abwechselnd vom Hellen ins Dunkle und zurückführt." — Letztere Angabe deutet ebenfalls auf kleine Lokomotionsperioden der von mir beschriebenen Art. Bauer legt sich auch die Frage nach dem Zustandekommen der Adaptation vor und stellt fest, dass Pigmentverschiebungen nicht dafür in Betracht kommen, da sie zu langsam vor sich gehen, und da außerdem auch bei maximaler Pigmentverschiebung noch Adaptation eintritt.

B. Überblick.

Vergegenwärtigen wir uns nach dem Gesagten kurz das Verhalten der Cladoceren dem Licht gegenüber, um zu sehen, wie sich die Ergebnisse meiner Versuche zu denen der anderen Autoren verhalten. Wir sahen zunächst, dass die Cladoceren durch das Licht dauernd genau im Raum orientiert waren und zwar dadurch, dass ihre Augen die Lichtquelle stets in einer bestimmten Lage zu fixieren suchen und dass der Körper zur Augeneinstellung mit Hilfe der Lokomotionsorgane eine bestimmte Normallage einzuhalten strebt. Ferner sahen wir, dass die Lokomotion der Cladoceren dauernd periodischen Schwankungen unterworfen war. Unter normalen Bedingungen äußerten sich diese Schwankungen einfach als ziemlich regelmäßiger Wechsel zwischen verstärkter und herabgesetzter Bewegungsintensität. Sowie jedoch aus irgendeinem Grunde

eine Erregung eintrat, schwammen die Tiere mit etwa gleichmäßiger Geschwindigkeit abwechselnd auf das Licht hin und vom Licht fort. Die Bewegungsrichtung hing in allen Fällen von der Stellung der Lichtquelle ab. Eine Untersuchung der Reizreaktionen lieferte für diese Erscheinung die Erklärung, denn es zeigte sich, dass die Cladoceren jede Erhöhung der Lichtintensität mit einer Bewegung vom Licht fort, jeder Herabsetzung mit einer Bewegung zum Licht hin beantworteten. Nach der Reaktion trat jedoch sehr schnell eine Adaptation an alle Lichtintensitäten ein, so dass die Abwesenheit eines absoluten Optimums der Belichtung klar hervortrat. Wir haben uns also die Bewegungen der Cladoceren so vorzustellen, dass sie unter normalen Bedingungen durch regelmäßigen Wechsel von Phasen lebhafter Bewegung und Ermüdung sich abwechselnd auf das (von oben kommende) Licht hin bewegen und wieder absinken. Tritt nun aus irgendeinem Grunde eine Erregung ein, so bewegt sich das Tier stärker und kommt dadurch in kurzer Zeit in eine Region erheblich größerer Lichtintensität. Es rezipiert hierbei einen Erhellungsreiz, der es, wie wir sahen, zur Umkehr und aktiven Bewegung vom Licht fort, also abwärts führt. Dabei gerät es wieder schnell in eine Zone geringerer Beleuchtung und der entgegengesetzte Reflex tritt ein. So pendelt das Tier zwischen einer positiven und negativen „Reizschwelle" hin und her, bis es sich allmählich beruhigt und nur noch der normale Wechsel zwischen Bewegungs- und Ermüdungsphasen eintritt. Als Ursache der Erregung, welche Bedingung der geschilderten, durch Lichtreize hervorgerufenen Perioden ist, kommt außer der chemischen Beschaffenheit des Wassers vor allem das durch zu lange dauernde Ermüdungspausen verursachte Absinken in Zonen geringerer Lichtintensität in Betracht. Dabei muss jedesmal ein Verdunkelungsreiz erteilt werden, der zu einer Erregung und damit zu verstärkter Bewegungsintensität führt.

Wie verhalten sich nun diese Tatsachen zu den bisherigen Untersuchungen?

Zunächst sehen wir, dass für die Frage, ob die Bewegungen in positiver oder negativer Richtung erfolgen, die Lichtintensitäten resp. deren Veränderungen bei normaler chemischer Beschaffenheit des Wassers das allein maßgebende sind. Darin stimmen meine Befunde mit denen Bauer's vollkommen überein. Aber auch zur Erklärung der Orientierung spricht nichts für die Annahme besonderer Richtungswirkungen des Lichtes, wie sie einige Autoren für ganz einfach organisierte Formen annehmen zu müssen glaubten. Schon für augenlose Ciliaten hat Jenning's nachgewiesen, dass es allein die Veränderungen der Lichtintensität sind, welche als Reize wirken und indirekt vermittels besonderer stereotyper Bewegungsreflexe zu einer Orientierung führen.

Noch weit einfacher und zugleich vollkommener ist der Orientierungsvorgang für die zusammengesetzten Augen der Cladoceren anzunehmen. Denn es ist klar, dass bei jeder Lageveränderung dieser Tiere dem Licht gegenüber ein anderes der zahlreichen Einzelaugen in die Strahlenrichtung des Lichtes fällt und dass dadurch Intensitätsschwankungen und damit auch Lichtreize für die betreffenden Einzelaugen gegeben sind. Nimmt man nun an — und das erscheint mir das nächstliegende —, dass die Reizung eines jeden der Einzelaugen eine spezifische Reflexbewegung der Antennen auslöst, die zu einer Korrektur der Lage führt, so hat man damit eine ganz zwanglose Erklärung der Orientierung auf Grund der Intensitätsschwankungen des Lichtes.

Es scheint mir demnach, dass für eine ganze Reihe von Organismen, die auf ganz verschiedene Organisationshöhe stehen, die Schwankungen der Lichtintensität zur Erklärung aller Erscheinungen des Phototropismus vollkommen ausreichen. Die theoretischen Folgerungen aus diesen Anschauungen zu ziehen, sei mir in einer später zu veröffentlichenden Fortsetzung der vorliegenden Arbeit gestattet.

C. Zur Theorie der täglichen Wanderungen.

Es erübrigt sich, noch einiges über die biologischen Ergebnisse meiner Versuche zu sagen. Ihre Bedeutung für die Erklärung der täglichen Vertikalwanderungen liegt vor allem in den über die kleinen Lokomotionsperioden angestellten Beobachtungen. Nehmen wir an, dass die periodischen Schwankungen der Lokomotionsstärke auch im Freien eintreten — und es spricht nach meinen Beobachtungen nichts gegen, wohl aber vieles für diese Annahme —, so ließe sich etwa folgendes Bild von der täglichen Periode entwerfen.

Wenn ich von der mittleren Tageszeit ausgehe, so werden die kleinen Lokomotionsperioden am Nachmittag bei abnehmendem Licht durch Höherrücken der Zonen, in denen beim Absinken Verdunkelungsreize eintreten, ganz allmählich verschoben werden. Je nach der Tiefe, in der sich die Individuen aufhielten, werden sie nach Eintreten der Dämmerung früher oder später in der Nähe der Oberfläche erscheinen. Bei Beginn der Morgendämmerung setzen die Perioden mit abwärts gerichteter Tendenz wieder ein, so dass nach einiger Zeit die Tagestiefe wieder erreicht ist.

Es ist einleuchtend, dass ohne die Existenz der periodischen Lokomotionsschwankung eine Tagesperiode, die sich direkt nach dem Licht richtet, nicht in der angegebenen Weise zustande kommen könnte. Denn, da die Tiere eine sehr allmähliche Lichtveränderung nicht als Reiz empfinden, würden sie höchstens bei der rapiden Erhellung und Verdunkelung in den Dämmerungszeiten zu Reaktionen veranlasst werden. Das mag auch für manche Arten zu-

treffen. Es ist von Fol gezeigt worden, dass der Wechsel von Tag und Nacht im Wasser ein ganz plötzlicher ist und mit dem Augenblicke eintritt, wo die Sonnenstrahlen von der Oberfläche total reflektiert werden. Ich habe im Aquarium oft beobachtet, dass eine Zunahme der Bewölkung genügt, um bei *Daphnia* den positiven Reflex auszulösen. Andererseits ist es nach Ruttner's Untersuchungen unzweifelhaft, dass für viele Arten das Aufsteigen an die Oberfläche schon bald nach der Mittagsstunde beginnt. Diese Formen müssten also die geringe Lichtabnahme am Nachmittag bereits wahrnehmen können. Eine solche Annahme ist nur für den Fall denkbar, dass die Tiere entweder nicht adaptieren oder aber eine periodische Lokomotion besitzen. Der erste Fall widerspricht allen Beobachtungen. Im zweiten Fall dagegen macht die allmähliche Verschiebung der Reizungszone das Eintreten einer wahrnehmbaren Lichtveränderung überflüssig; der Lichtreiz (beim Absinken) ist unter allen Umständen gegeben und es braucht nur die Stelle verschoben zu werden, an der er eintritt. Diese Einrichtung lässt sich wohl mit dem sogen. subtraktiven Anemometer vergleichen, einem Windmesser, der vom Winde nicht in Rotation versetzt, sondern gebremst wird. Ein Uhrwerk besorgt die Bewegung. Das Instrument ist weit empfindlicher als die sonst üblichen, da der leiseste Windhauch eine geringe Verlangsamung der Bewegung veranlassen kann, während er nicht ausreichen würde, das Windrad in Umdrehung zu versetzen.

Es ist wohl kaum ein Zweifel möglich, dass bei den Cladoceren tatsächlich eine derartige Reguliervorrichtung besteht und dass zum mindesten die regelmäßigen Bewegungspausen und das damit verbundene Absinken zur Erteilung von Lichtreizen führen. Trotzdem ist damit noch keine genaue Einstellung des Tieres in ein bestimmtes Intensitätsfeld bewirkt, da die Adaptationsfähigkeit unter allen Umständen Verzögerungen und Ungleichheiten in der Reaktion zur Folge haben muss. Damit stimmen aber, wie es scheint, die Befunde im freien Wasser sehr gut überein. Denn auch dort zeigen sich, wie wir in der Einleitung bereits gesehen haben, ganz ungeheure Verschiedenheiten im Verhalten der einzelnen Tiere. Können doch nach Steuer die Wanderungen oft überhaupt unterbleiben. Es ist also von vornherein anzunehmen, dass die zugrunde liegenden physiologischen Vorgänge sehr variabel und komplex sein werden. Ziehen wir nun noch in Betracht, dass verschiedene chemische Zusammensetzung des Wassers und verschiedene physiologische Zustände des Organismus erwiesenermaßen bestimmend auf den Ausfall der Lichtreaktionen einwirken können, so wird es unmittelbar einleuchten, dass erst aus dem Studium aller Einzelfaktoren sich ein befriedigendes Gesamtbild entwickeln kann. Ich möchte daher zum Schlusse ausdrücklich betonen, dass ich mir wohl bewusst bin,

zur Erkenntnis des Gesamtproblems nur durch das Studium einer einzelnen Teilerscheinung einen Beitrag geliefert zu haben. Allerdings glaube ich, dass die Phänomene der Phototaxis die wesentliche Grundlage bilden, ohne deren Erforschung ein Verständnis der übrigen Faktoren, welche die Erscheinung der Vertikalwanderungen bedingen, undenkbar ist.

Zusammenfassung.

I. Teil.

A. Orientierung.

1. Die Cladoceren sind zur Schwerkraft nur durch ihre passive Gleichgewichtslage orientiert, welche durch die Körperform bedingt wird.

2. Zum Licht sind sie dadurch genau orientiert, dass die Augen die Lichtquelle stets in bestimmter Lage fixieren und dass der Körper zur Augeneinstellung mit Hilfe der Lokomotionsorgane eine bestimmte Normallage einzuhalten strebt.

3. Die Augen brauchen zur Erzielung dieser Körpereinstellung nicht beweglich zu sein. Die Augenbewegungen von *Daphnia* und *Bythotrephes* sind also wahrscheinlich sekundäre Erscheinungen.

4. Augenexstirpation bewirkte Desorientierung und Verringerung der Schlagstärke der Antennen.

B. Lokomotion.

5. Die Lokomotion der Cladoceren zeigt sich periodischen Intensitätsschwankungen von der Dauer weniger Minuten unterworfen, die mitunter große Regelmäßigkeit zeigen.

6. Unter normalen Bedingungen äußern sich diese Schwankungen als periodischer Wechsel zwischen lebhafter und herabgesetzter Lokomotion, die das Tier abwechselnd zum Licht hin und durch passives Absinken vom Licht fortführt.

7. Im Zustande der Erregung werden die Bewegungen zum Licht hin heftiger und die Bewegungen vom Licht fort werden von aktiven Schwimmbewegungen unterstützt.

8. Bei seitlich angeordneter Lichtquelle erfolgt die periodische Lokomotion in horizontaler Richtung, soweit nicht die Schwerkraft störend wirkt. Der negative Teil der Periode muss hier stets aktiv erfolgen, so dass eine gewisse Erregung Voraussetzung für das Zustandekommen von horizontal gerichteten periodischen Lokomotionen ist.

9. Bei von unten kommendem Lichte werden die Lokomotionen im allgemeinen verhindert, da Licht und Schwerkraft in gleicher Richtung wirken.

10. Die Erscheinung der kleinen Lokomotionsperioden lässt sich bei zahlreichen der schwimmenden und fliegenden Tiergruppen beobachten.

C. Reizreaktionen.

11. Ein Charakteristikum der Reaktionen auf Lichtreize ist die schnelle Adaptation der Tiere an die reizbewirkende Lichtintensität. Der Lichtreiz wirkt somit nur durch die Schwankungen seiner Intensität.

12. Die Cladoceren bewegen sich bei Verdunkelung zum Licht hin, bei Erhellung vom Lichte fort (positiver und negativer phototropischer Reflex).

13. Erhellung und Verdunkelung müssen als von derjenigen Intensität ausgehend gedacht werden, an die das Tier adaptiert ist (Adaptationsintensität). Die örtliche Region, in der das Licht die Adaptationsintensität besitzt, heiße Adaptationszone. Ein absolutes Optimum ist nicht vorhanden.

14. Bei Herabsetzung der Lichtintensität tritt eine Verkleinerung der Amplitude der Lokomotionsperioden ein, die bis zur Bewegungslosigkeit führen kann, wenn die Lichtintensität unter die untere Reizschwelle sinkt.

15. Veränderungen der Lichtintensität, die in der Zeiteinheit ein bestimmtes Maß nicht erreichen, werden nicht als Reiz empfunden (Einschleichen des Lichtreizes).

16. Maximale Lichtreize führen zu Schreckreaktionen, die als summierte negative Reflexe aufzufassen sind. Der Reiz wird durch periodische Unterbrechung gesteigert. Erschütterungsreize können die gleiche Wirkung haben.

17. Die Intensität einer Reaktionsbewegung ist der Größe der Lichtveränderung innerhalb der ersten Sekunden nach der Reizung proportional, und zwar in einem konstanten Verhältnis, das noch näherer Untersuchung bedarf. Von der absoluten Lichtintensität bleibt sie unbeeinflusst.

18. Exemplare von *Daphnia pulex* aus einem bestimmten Gewässer reagierten auf alle Lichtreize nur durch Verlangsamung der Schlagfrequenz ihrer Antennen.

19. Verschiedene Altersstufen, Tiere aus verschiedenen Gewässern und in verschiedenen physiologischen Zuständen sowie verschiedene Spezies zeigen charakteristische Verschiedenheiten in der Lichtreaktion.

20. Die chemische Zusammensetzung des Wassers (Sauerstoffreichtum etc.) beeinflusst in sinnfälliger Weise den Ausfall der Lichtreaktion.

II. Teil.

B. Zur Theorie der Lichtreaktionen der Cladoceren.

1. Die Reaktion auf Schwankungen der Lichtintensität genügt bei den Cladoceren infolge der Anordnung ihrer Lichtrezeptionsorgane vollkommen zur Erklärung des Verhaltens zum Licht. Nicht

nur der Charakter der Reaktionsbewegung (positiv und negativ), sondern auch die Orientierung im Raum wird offenbar dadurch hervorgebracht, dass der Lokomotionsapparat auf Reizung jedes der Einzelaugen, und zwar sowohl durch Zunahme als durch Abnahme der Belichtung, in verschiedener Weise durch spezifische Bewegungsreflexe reagiert.

C. Zur Theorie der täglichen Wanderung.

2. Die Wanderungen sind wahrscheinlich eine Folge der Reaktion auf Lichtreize, hervorgerufen durch Verschiebung der Adaptationszonen. Die kleinen Lokomotionsperioden ermöglichen das Eintreten zum mindesten der Verdunkelungsreize auch bei sehr langsamer Lichtveränderung.

3. Die chemische Zusammensetzung des Wassers sowie physiologische Eigenschaften der Tiere müssen die Lichtreaktion auch im Freien wesentlich beeinflussen.

Literaturverzeichnis.

Apstein, Das Süßwasserplankton. Kiel und Leipzig 1896.

Bauer, Viktor, Über die reflektorische Regulierung von Schwimmbewegungen bei den Mysiden. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1908, Heft 2.

Forel, F. A., Le Léman. Lausanne 1901.

Francé, R., Zur Biologie des Planktons. Biol. Centralbl. XIV, 1894.

Groom, T. und J. Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus*. Biol. Centralbl. X, 1890.

Jennings, H. S., Contributions to the study of the behaviour of lower organisms. Washington 1904.

Loeb, J., Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem der Pflanzen. Würzburg 1890.

— Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negative und umgekehrt. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 54, 1893.

— Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 66, 1897.

— Über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.

Ostwald, Wolfg., Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie etc. Plöner Forschungsber. Bd. X, 1903.

Oltmanns, Über photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora Bd. 75, 1892.

Parker, in Bull. of the U. S. Fish-Commission, 1901.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie.

Rádl, Em., Über den Phototropismus einiger Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. 21, 1901.

— Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig 1903.

Regnard, La vie dans les eaux.

Rothert, W., Beobachtungen und Betrachtungen über die taktischen Reizerscheinungen. Flora Bd. 88, 1901.

Ruttner, F., Über das Verhalten des Oberflächenplanktons zu verschiedenen Tageszeiten etc. Plöner Forschungsber. Bd. XII, 1905.

Steuer, A., Die Entomostrakenfauna der alten Donau bei Wien. Zool. Jahrb. Bd. V, 1902.

Strasburger, E., Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XII, 1878.

Weismann, Die Tierwelt des Bodensees. Lindau 1877.

Vita.

Geboren am 4. September 1885 als Sohn des Universitätsprofessors Dr. C. A. Ewald in Berlin besuchte ich vom 9. bis zum 19. Jahre das kgl. Wilhelmsgymnasium dieser Stadt und bestand dort am 8. September 1904 die Reifeprüfung. Darauf studierte ich je ein Semester in Berlin, Freiburg und Straßburg sowie zwei Semester in München Medizin und bestand in München die ärztliche Vorprüfung. Ich wandte mich sodann der Zoologie zu und arbeitete fünf Semester im Münchener zoologischen Institut, zunächst unter Herrn Geh. Rat Hertwig. Meine Doktorarbeit machte ich unter der persönlichen Leitung von Herrn Professor Fr. Doflein in der biologisch-systematischen Abteilung des Instituts. Die Doktorprüfung hatte als Gegenstände im Hauptfache Zoologie, in den Nebenfächern Botanik und Physik.